Tome 41, nº 29. — Juin 1934.

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN BERN, DEN 10. UND 11. MÄRZ 1934.

Krankheitserregende und harmlose Arten der Bienenmilbe Acarapis, zugleich ein Beitrag zum Species-Problem

von

OTTO MORGENTHALER

Liebefeld-Bern.

Mit 6 Textfiguren.

1. DIE TRACHEEN-BEWOHNENDE MILBE *Acarapis woodi*.

Die Entdeckung der Bienenmilbe *Acarapis woodi* im Jahre 1920 durch RENNIE und seine Mitarbeiter, in Aberdeen, bedeutete in mehrfacher Hinsicht eine grosse Ueberraschung. Einmal wurde dadurch eine den Bienenzüchtern längst bekannte Krankheit aufgeklärt, die nach dem Ort ihres vermeintlich ersten Auftretens als « Insel Wight-Krankheit » bezeichnet worden war und der Bienenwirtschaft schwere Verluste zugefügt hatte. Zum ersten Mal trat mit dieser Entdeckung (abgesehen von vereinzelten Beobachtungen) die Honigbiene in den Kreis der Milbenwirte. Die Apiden und besonders die Hummeln galten zwar von jeher als die dankbarsten Objekte beim Suchen nach Insektenmilben, aber auffallenderweise hatte bisher die Honigbiene in dieser Hinsicht gar keine Rolle gespielt. Völlig neu war der Aufenthaltsort der Bienenmilbe auf dem Wirtstier: *Acarapis woodi* lebt nämlich in den vordersten Tracheen der Biene (s. Fig. 1), deren Eingang an der Grenze zwischen Prothorax und Mesothorax liegt und die sich als kräftige Röhren bis in den Kopf hinziehen. Es ist wahrscheinlich, dass man auch bei andern Insekten Milben als Bewohner des Atmungssystems finden wird. Bereits sind solche in den Tracheen und Luftsäcken von zwei amerikanischen Heuschreckenarten ent-

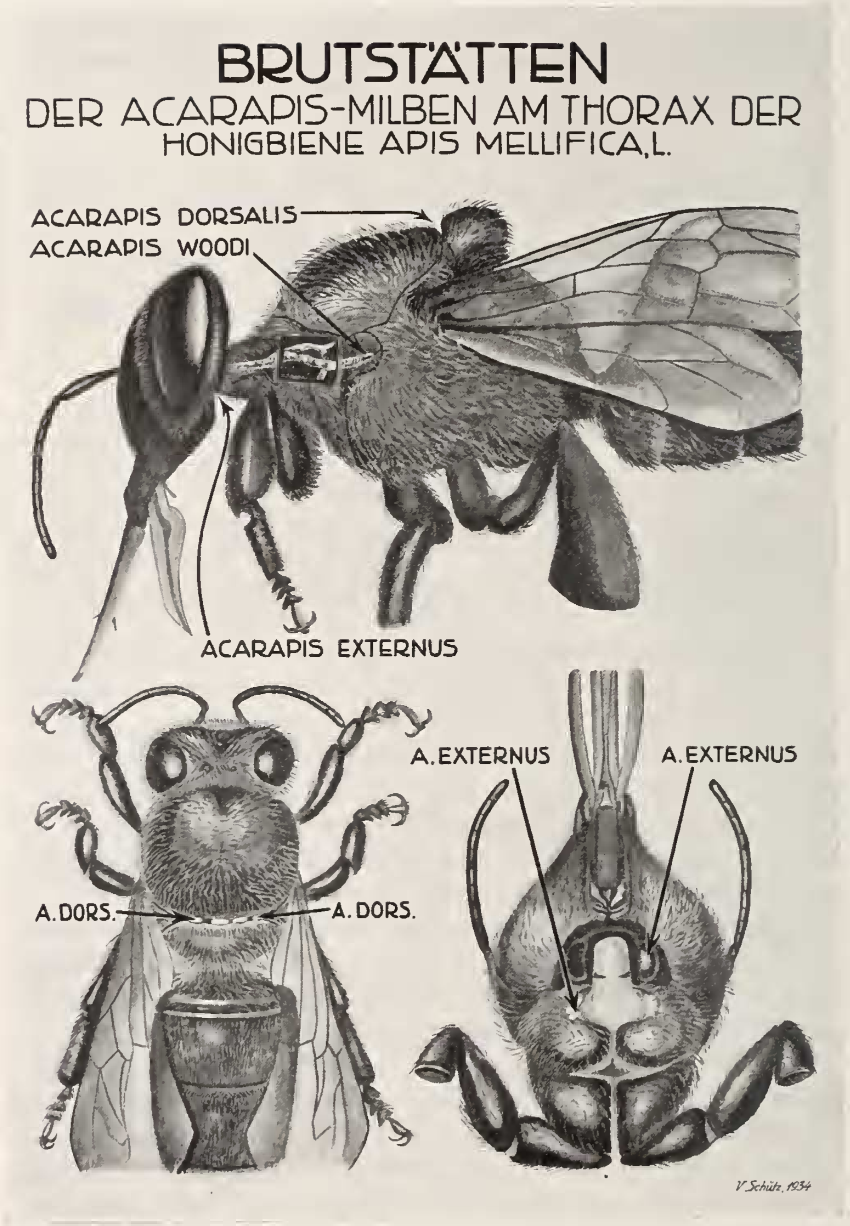


Fig. 1.

Die Brutplätze der *Acarapis*-Milben auf der Honigbiene. Zeichnung von V. Schütz.

deckt worden. Ungewöhnlich ist ferner, dass sämtliche Entwicklungsstadien der Milbe auf der Biene vorkommen, während bei den übrigen Insektenmilben meist nur ein einziges Stadium, in der Regel ein Nymphenstadium, auf dem Insekt zu finden ist. Das Insekt wird in diesem Falle nur als Transportmittel benützt, die Mundteile der Wandernymphen sind oft rudimentär, so dass nicht von Parasitismus, sondern nur von Phoresie gesprochen werden kann. Im Gegensatz dazu liegt bei *Acarapis woodi* echter Parasitismus vor; denn sowohl die adulten Milben wie die Larven durchbohren mit ihren stechenden Mundteilen die Tracheenwand und ernähren sich vom Blut der Biene.

Durch das Vorhandensein von zwei an der Basis der Mundgliedmassen liegenden Stigmen beim Weibchen (Fig. 5) reiht sich *Acarapis* ein in die Unterordnung der *Trombidiformes* (s. VITZTHUM 1929). Das Fehlen der Atmungsorgane beim Männchen, die deutliche Segmentierung des Hysterosomas beim Weibchen und die stilettförmigen Mandibeln erlauben die Einreihung in die Supercohors der *Tarsonemini*. Die langen Borsten am Ende des hintersten Beinpaares (Fig. 2) weisen auf die Familie der *Tarsonemidae* hin. RENNIE hat denn auch das Tier zuerst als *Tarsonemus woodi* bezeichnet. Von HIRST wurde 1921 die neue Gattung *Acarapis* dafür aufgestellt auf Grund folgender Unterscheidungsmerkmale gegenüber *Tarsonemus:* Die pseudostigmatischen Organe zwischen dem ersten und zweiten Beinpaar fehlen bei *Acarapis;* das vierte Beinpaar ist auffallend verkürzt; die Extremitäten II und III der Larven sind weitgehend reduziert und zur Lokomotion nicht mehr brauchbar.

Die Tarsonemiden sind hauptsächlich Pflanzenparasiten; doch waren schon früher einige Arten bekannt, die auf Tiere und Menschen übergehen sollen (EWING, 1912).

Grösse der einzelnen Stadien: Weibchen (*Idiosoma*) ca. 75 × 160 μ, Männchen (*Idiosoma*) ca. 65 × 110 μ, Larve ca. 110 × 200 μ, Ei ca. 65 × 130 μ. Aus dem auffallend grossen Ei schlüpft drei Tage nach der Ablage die Larve, aus welcher nach 6-8 Tagen unter Ueberspringung sämtlicher Nymphenstadien direkt die adulte Milbe hervorgeht.

Die Begattung erfolgt offenbar in der Trachee. Die Infektion einer neuen Biene geschieht immer nur durch fortpflanzungsfähige, offenbar befruchtete Weibchen. Es scheint, dass sich mehrere

Generationen der Milbe in der gleichen Trachee entwickeln können. Die pathogene Wirkung kommt zustande durch die Verstopfung der Luftröhre, (es wurden bis zu 75 Milben und Milbenstadien in einer einzigen Trachee gefunden), hauptsächlich aber durch die Verletzung der Tracheenwand. Durch das eindringende Blut und wohl auch durch die Milbenexkremente verkrustet die Tracheenwand und wird spröde. Auch die benachbarten Muskeln zeigen nekrotische Erscheinungen. Das Endresultat ist Flugunfähigkeit der Biene. In den typischen Fällen ist deshalb die Milbenkrankheit äusserlich erkennbar am Vorhandensein von Tausenden von flugunfähigen Bienen, die beim Versuch des Ausfliegens vom Flugbrett gefallen sind, nun zu Fuss den Rückweg in ihren Stock nicht mehr finden und draussen an Kälte und Hunger zugrunde gehen. Eine direkt tödliche Wirkung der Infektion etwa durch Vergiftung scheint nicht vorzuliegen.

Es ist hier nicht der Ort, weiter auf die Epidemiologie der Milbenkrankheit einzugehen. Ich verweise hiefür auf meinen zusammenfassenden Artikel: « Ein Jahrzehnt Milbenkrankheit der Honigbiene » (1932). « Die Eigenart des Problems beruht auf dem Umstand, dass ein Parasit mit nicht sehr rascher Fortpflanzung und nicht sehr reicher Nachkommenschaft Fuss zu fassen sucht in einem Insektenstaat, dessen Glieder sehr kurzlebig und in raschem Wechsel begriffen sind. » Nur auf ein Untersuchungsergebnis muss hier näher eingegangen werden, weil es für die folgenden Ausführungen wichtig ist, nämlich auf die geographische Verbreitung der Milbenkrankheit.

Acarapis woodi ist bisher gemeldet worden ausser aus unsern vier Nachbarländern Deutschland, Frankreich, Italien und Oesterreich, aus Grossbritannien, Holland, Belgien, Tschecho-Slovakei und Zentralrussland. Es wäre aber verfrüht, aus diesen Angaben Schlüsse zu ziehen, weil aus vielen Ländern und vielen Gegenden zuverlässige Untersuchungen fehlen. Die Milbenkrankheit ist wahrscheinlich viel weiter verbreitet, als die genannten Angaben erkennen lassen.

Von besonderem Interesse ist die Verbreitung von *Acarapis woodi* in der Schweiz, wo seit dem Jahre 1922 systematische Untersuchungen über das Auftreten der Milbenkrankheit durchgeführt worden sind mit dem Resultat, dass die Tracheenmilbe fast ausschliesslich auf den westlichen Teil des Landes beschränkt gefunden

wurde, also vor allem auf das Gebiet der französisch sprechenden Schweiz (s. die Verbreitungskarte bei Morgenthaler, 1932). Einzig bei Basel, im Berner Seeland, im Berner Oberland und im Oberwallis hat die Seuche auf deutsch-schweizerisches Gebiet übergegriffen, und kürzlich sind auch im St. Galler Rheintal drei Bienenstände krank befunden worden, offenbar angesteckt vom Infektionsherd im Vorarlberg her. Die Gründe für diese eigentümliche Verbreitung sollen hier nicht erörtert werden. Für die folgenden Ausführungen genügt es, die Tatsache festzuhalten, dass der Erreger der Milbenkrankheit, *Acarapis woodi*, in der Schweiz nur lokal vorkommt und dass ganze grosse Gebiete unseres Landes trotz sorgfältigster Nachforschung bis jetzt als frei von ihm befunden worden sind.

Die Untersuchungen wurden durchgeführt in der Abteilung für Bienenkrankheiten der Eidgenössischen Landwirtschaftlichen Versuchsanstalt Liebefeld. Wir erfreuten uns dabei sowohl der Unterstützung der Behörden (Abteilung für Landwirtschaft im Eidg. Volkswirtschaftsdepartement, Eidg. Veterinäramt, Leitung der Versuchsanstalt) wie auch der Bienenzüchtervereine. Es war uns vor allem möglich, durch Heranziehung der nötigen Hilfskräfte die sehr zeitraubenden Gesamtuntersuchungen sämtlicher Bienenstände in den befallenen und verdächtigen Gebieten durchzuführen. Unsere Kenntnis der Verbreitung von *Acarapis woodi* in der Schweiz stützt sich auf weit mehr als eine Million sezierter Bienen. Ich erwähne hier auch dankbar die Hilfe meiner Mitarbeiter und Mitarbeiterinnen in der Abteilung für Bienenkrankheiten. Besonders bin ich Herrn A. Brügger zu grossem Dank verpflichtet für seine wertvolle Unterstützung bei der Erforschung der Milbenkrankheit in der Schweiz und besonders auch bei den Untersuchungen über die äusserlichen Bienenmilben.

2. Die äusserlichen Bienenmilben *Acarapis externus* und *Acarapis dorsalis*.

Das lokale Auftreten der gefürchteten Milbenkrankheit veranlasste die Bienenzüchter zu einem radikalen Kampf gegen die Seuche. Man versuchte mit allen Mitteln, ein weiteres Vordringen

in die noch verschonten Gebiete zu verhindern. Die Krankheit wurde im Jahre 1923 in das Eidg. Tierseuchengesetz aufgenommen. Besonders in den Randzonen wurden alle Völker und später auch ganze Bienenstände dem Schwefeltod überliefert (bevor man die Heilmittel kannte) [1], wenn durch die mikroskopische Untersuchung Milben in den Tracheen festgestellt worden waren. Das betraf nun öfters auch Bienenvölker, die äusserlich noch keine Krankheitsanzeichen zeigten. Es ist sehr begreiflich, dass sich bei den betroffenen Bienenzüchtern gewisse Zweifel an der Richtigkeit dieses radikalen Kampfes bemerkbar machten. Genährt wurden diese Zweifel auch durch die populäre Ansicht vom Wesen der Seuchen überhaupt. Danach sind die Krankheitserreger allgegenwärtig; es hat keinen Zweck, Jagd nach ihnen zu machen, sondern ausschlaggebend ist die gute Verfassung des bedrohten Organismus. Diese Ansicht von der Ubiquität des Krankheitserregers bei der Milbenseuche erhielt nun anscheinend eine starke Stütze durch eine 1922 in Liebefeld gemachte Entdeckung, wonach eine *Acarapis*-milbe, die im Mikroskop von *Acarapis woodi* zunächst nicht zu unterscheiden war, in jedem Bienenvolk auch der deutschen Schweiz nachgewiesen werden konnte. Das Verfahren ist sehr einfach: man nimmt eine handvoll toter Bienen, übergiesst sie in einem Erlenmeierkolben mit einer Flüssigkeit (am besten verwendet man dazu die sog. OUDEMANS'sche Flüssigkeit), schüttelt tüchtig und filtriert oder zentrifugiert das Spülwasser. Im Rückstand, der zweckmässig in Milchsäure oder Glycerin untersucht wird, findet man nun *Acarapis*milben in grösserer oder kleinerer Zahl. Es scheint, dass jedes Volk, das man mit der nötigen Geduld untersucht, schliesslich solche Milben liefert. Wir fanden sie auch in Bienenproben aus Italien, Polen, Finnland, Ungarn, Holland, Portugal, Kanada, Vereinigte Staaten von Amerika, Argentinien, Chile und Südafrika. Nach Angaben deutscher Untersuchungsstellen sind sie auch in den deutschen Bienenständen allgemein verbreitet. Handelt es sich nun hier wirklich um den *Acarapis woodi* oder um eine

[1] Das von FROW empfohlene Heilmittel (2 Teile Gasolin, 2 Teile Nitrobenzol, 1 Teil Safrol) hat sich bis jetzt am besten bewährt. Auch Methyl-Salicylat leistet gute Dienste. Die Flüssigkeiten werden im Stock zum Verdunsten gebracht. Es scheint, dass die Milben überaus empfindlich sind gegen scharfe Gerüche. Durch richtige Dosierung gelingt es, sämtliche Parasiten-Stadien in den Tracheen abzutöten, die Bienen aber am Leben zu erhalten. Näheres s. bei MORGENTHALER 1932.

besondere biologische Art? Im ersten Falle wären die genannten, mit grossen Kosten verbundenen Massnahmen vergeblich gewesen. Die praktische Wichtigkeit dieser Frage gab Anlass zu ausgedehnten Untersuchungen über die Identität oder Verschiedenheit der beiden Milben. Für eine Trennung der zwei Arten sprach vor allem die verschiedene geographische Verbreitung in der Schweiz, wo die Tracheenmilbe im wesentlichen auf den Westen des Landes beschränkt ist, während die Aussenmilbe überall vorkommt. Die gleiche Beobachtung wurde in Deutschland gemacht, wo ebenfalls die Aussenmilbe allgemein verbreitet ist, die Tracheenmilbe aber nur lokal auftritt. Von Völkern mit reichlichem Aussenmilbenbefall wurden Hunderte und Tausende von Bienen seziert (Borchert hat auch solche Völker ganz durchuntersucht), ohne dass jemals Milben in den Tracheen gefunden wurden. Man wurde also zu der Annahme geführt, dass die mit dem Waschverfahren gefundenen Milben irgendwo aussen am Bienenkörper sich entwickeln. In diesem Fall erschien es aber merkwürdig, dass eine so verschiedene Lebensweise (intern in der Trachee und extern auf dem Bienenkörper) in der Morphologie der beiden Arten nicht zum Ausdruck kam. Ueber die Möglichkeit des Auftretens biologischer Arten ohne morphologische Kennzeichen bei den Milben sagt Graf Vitzthum (1927):

« Unter den Milben hat schon eine geringe Verschiedenheit in den Lebensverhältnissen das Auftreten deutlich morphologisch unterschiedener Arten zur Folge.... Darum erscheint es doch unwahrscheinlich, dass gerade die eine Art *Acarapis woodi* sich in zwei biologische Rassen spalten sollte, es müsste denn sein, dass dabei auch irgendwelche morphologische Unterschiede zutage träten, und seien sie noch so geringfügig. Denn alles deutet darauf hin, dass gerade bei den Milben das Milieu und der Milieuwechsel der Haupfaktor bei der Artbildung ist, dass Aenderungen in der Umwelt zu morphologisch erkennbaren Mutationen, also zu erblichen Variationen führen. »

Beim Suchen nach morphologischen Unterschieden an Hand von mikroskopischen Zeichnungen und Messungen wurde meine Aufmerksamkeit auf das IV. Beinpaar beim Weibchen gelenkt. Es schien, dass die Reduktion in der Länge der beiden letzten Beinglieder bei der Tracheenmilbe weiter fortgeschritten sei, als bei der « Aussenmilbe ». Fig. 2 veranschaulicht das Beinstück, das für die

folgenden Untersuchungen gemessen und variationsstatistisch verarbeitet wurde. Es wurden 250 Tracheenmilben und ebensoviele « Aussenmilben » verarbeitet. Das Material der Tracheenmilben stammte aus 13 verschiedenen Bienenständen von 6 schweizerischen Kantonen und aus 6 anderen Ländern (Deutschland, Oesterreich, Frankreich, Grossbritannien, Italien und Russland). Die 250 Aussenmilben stammten von 31 Bienenständen in 8 deutsch-schweizerischen Kantonen.

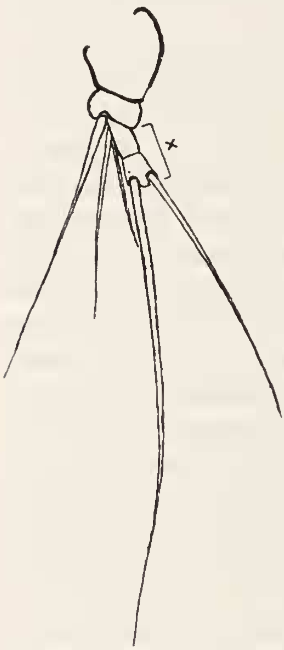


Fig. 2.
Bein IV des *Acarapis*-Weibchens. + = die beiden letzten Tarsenglieder.

Fig. 3 zeigt mit dicken Linien dargestellt (ganz und unterbrochen) die Variationskurven für die beiden Milben bei unserm Material. Mit dünnen Linien sind die Kurven für das Borchert'sche Material [1] eingezeichnet (762 Tracheenmilben und 527 « Aussenmilben », letztere alle aus Deutschland). Sämtliche Zahlen sind auf 100 umgerechnet.

An Fig. 3 fällt vor allem die sehr schöne Übereinstimmung bei den Massen von *Acarapis woodi* auf. Der Mittelwert, mit Standard-abweichung nach Johannsen berechnet, beträgt für unser Material 7,75 ± 0,59 μ, für das Borchert'sche Material 7,60 ± 0,77 μ. Die Kurven für die äusserliche Milbe zeigen eine Uebereinstimmung insofern, als die Variationsbreite von beiden Autoren viel grösser gefunden wurde als bei *Acarapis woodi* und als eine Zweigipfligkeit angedeutet ist. Dabei liegt aber bei Borchert der grössere Gipfel zwischen 7 und 8 μ, bei unserem Material zwischen 11 und 13 μ.

[1] Bei der Umrechnung des Bochert'schen Materials von *Acarapis Woodi* (s. Tabelle 7 bei Morgenthaler 1932) auf 100 Exemplare habe ich die beiden obersten Werte mit 0,5 etwas zu gross genommen, um mich nicht dem Vorwurf auszusetzen, ich hätte durch das Umrechnen diese etwas unbequemen extremen Zahlen ganz zum Verschwinden gebracht. Ich halte es übrigens für möglich, dass hier Borchert einige « Aussenmilben » als Tracheenmilben gemessen hat, was bei seinem Quetschverfahren wohl gelegentlich vorkommen könnte.

Der Mittelwert beträgt für die schweizerischen Aussenmilben 10,92 ± 1,68 μ, für die deutschen Aussenmilben 8,79 ± 1,62 μ.

Auf Grund der geographischen Verbreitung, der negativen Ergebnisse der Tracheenuntersuchungen bei Völkern mit reichem Aussenmilbenbefall und auf Grund meiner Messungen von Bein-

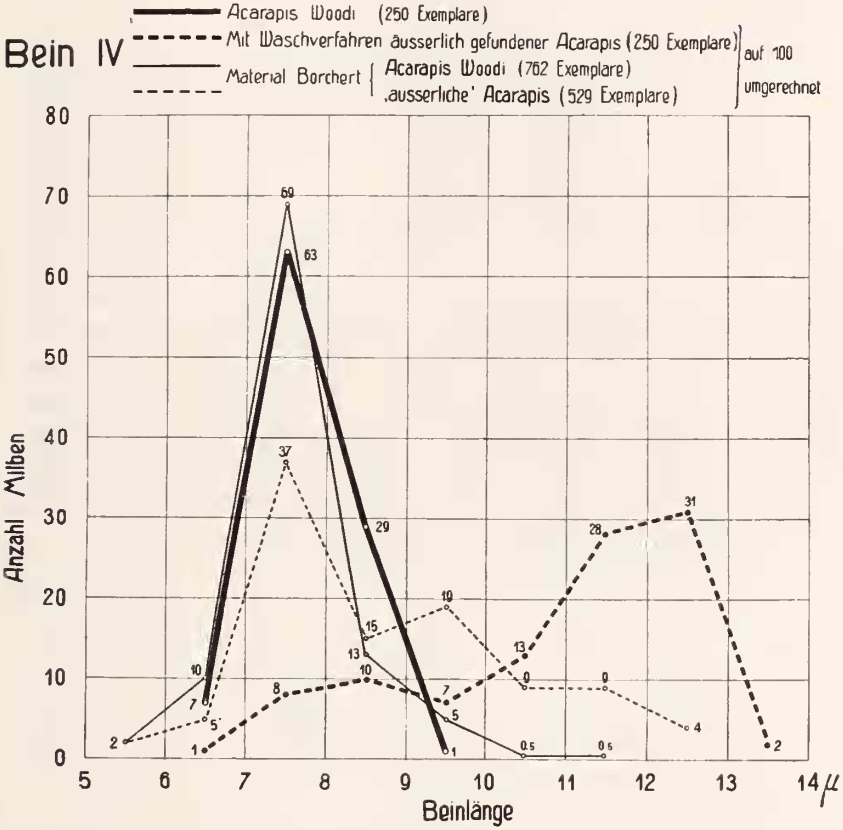


Fig. 3.

Variabilität von Bein IV bei *Acarapis woodi* und bei äusserlich mit dem Waschverfahren gefundenen *Acarapis*milben.

paar IV hatte ich, bevor mir die Borchert'schen Zahlen bekannt waren, vorgeschlagen, die « äusserliche Milbe » als besondere Art *Acarapis externus* von *Acarapis woodi* abzutrennen. Durch die Untersuchungen von Borchert drängte sich eine neue Nachprüfung des morphologischen Unterscheidungsmerkmales, der Bein-

länge IV, auf. Dabei hat sich nun herausgestellt, dass in der bisher als « Aussenmilbe » bezeichneten, mit dem Waschverfahren nachgewiesenen Milbenform noch 2 verschiedene Arten enthalten sind; ein hübsches Beispiel für die Zuverlässigkeit der variationsstatistischen Verarbeitung, indem die Zweigipfligkeit der Kurve für die « Aussenmilbe » schon das Vorhandensein zweier Arten andeutete.

Der nächste Fortschritt in der Frage kam von der Entdeckung der Brutplätze der Aussenmilben am Bienenkörper. Im Jahre 1931 fand MORISON, in Aberdeen, einen Brutplatz in der Grube, die auf dem Rücken der Biene zwischen Mesoscutum und Mesoscutellum liegt (Fig. 1). Kurz darauf fand HOMANN, in Marburg, eine zweite Brutstätte ventral in der Halsfurche (Fig. 1). In beiden Fällen sind die Eier und die Larven an das Chitin oder an die Haare angeklebt, in der Rückenfurche in der Längsrichtung angeordnet, am Hals (Rand der Propleuren) quergestellt. Wie aus dem Abwaschen und Abschütteln getrennter Körperteile der Biene hervorgeht, scheinen im allgemeinen auch die erwachsenen Milben sich nicht weit vom Brutplatz zu entfernen. Als häufigen Aufenthaltsort für erwachsene Weibchen der Halsmilbe fand BRÜGGER die Vertiefungen zu beiden Seiten des Hinterhauptloches, welche den Ansatz des Tentoriums anzeigen (Fig. 1).

Die Ernährung der Rückenmilbe erscheint noch rätselhaft, weil hier keine dünnhäutige Stelle bekannt ist, welche von den Milben durchbohrt werden könnte. Dagegen kann man beobachten, wie Larven und Adulte der Halsmilbe ihre Mundteile in die weichhäutige Kehlhaut der Bienen versenken. Wir hätten es also auch bei der Halsmilbe mit einem echten Parasiten zu tun. Sein Einfluss auf den Gesundheitszustand des Bienenvolkes bedarf noch der nähern Untersuchung. Auffällige Schädigungen scheint er nicht hervorzurufen. Bei der allgemeinen Verbreitung der Milben müssten sie sonst bekannt geworden sein. Lästig wird aber auch dieser Ektoparasit den Bienen werden und es fragt sich, ob ein starker Befall nicht auch die Winterruhe des Bienenvolkes stören und damit eine Reihe anderer Schädigungen nach sich ziehen kann.

Die Entdeckung dieser mikroskopisch kleinen Aussenparasiten bringt uns wahrscheinlich auch die Erklärung eines den Bienenzüchtern bekannten merkwürdigen Verhaltens der Bienen. K. v. FRISCH beschreibt in seinen Untersuchungen über die Sprache

der Bienen (Jena 1923) neben dem Rundtanz der Nektarsammlerinnen und dem Schwänzeltanz der Pollensammlerinnen noch einen Zittertanz oder Veitstanz, von dem er aber sagt, dass er mit einer wechselseitigen Verständigung der Bienen nichts zu tun habe. Denn es besteht keine Beziehung zwischen dem Auftreten des

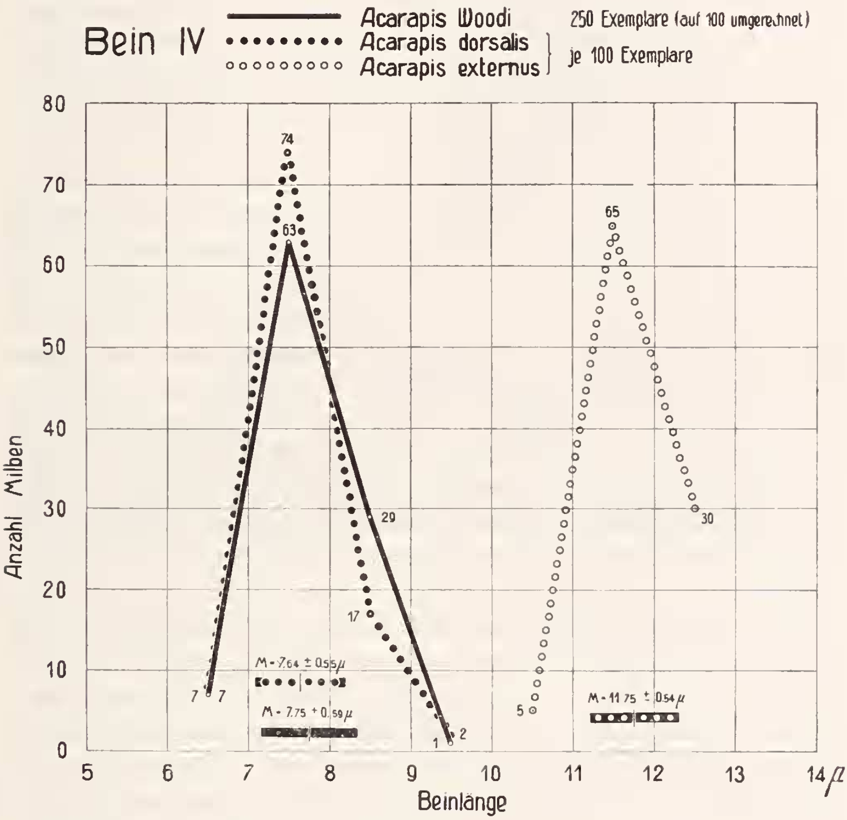


Fig. 4.
Variabilität von Bein IV bei der Tracheenmilbe *(Ac. woodi)*, der Rückenmilbe *(Ac. dorsalis)* und der Halsmilbe *(Ac. externus)*.

Zittertanzes und dem, was die Biene vorher erlebt hat, und das zitternde Tier hat nicht den geringsten Einfluss auf die benachbarten Bienen. v. Frisch erwähnt aus einer alten Bienenzeitung die Ansicht, dass sich die Bienen durch das Zittern von Ungeziefer (Bienenläusen oder *Meloe*-larven) reinigen wollen, lehnt aber diese

Erklärung ab, weil, wenigstens äusserlich, nichts von Parasiten zu bemerken sei. Ich vermute, dass hier die äusserlichen *Acarapis*-milben im Spiele sind.

Wie verhalten sich nun die « Rückenmilbe » und die « Halsmilbe » in Bezug auf unser Merkmal, die Beinlänge IV ? BRÜGGER hat mir mit grosser Geduld erwachsene Weibchen aus den beiden Brutplätzen herausgeholt. Ich habe je 100 Exemplare gemessen. Die Rückenmilben stammten aus 46 Völkern von 23 Bienenständen in 11 Schweizer Kantonen und ausserdem aus Schottland. Die 100 Halsmilben stammten aus 17 Völkern von 10 Bienenständen aus 5 schweizerischen Kantonen [1].

In Fig. 4 sind die Masse von Bein IV der beiden Aussenmilben und der Tracheenmilbe dargestellt. Man erkennt daraus, dass die Rückenmilbe in diesem Merkmal fast völlig übereinstimmt mit der Tracheenmilbe. Der Mittelwert mit Standardabweichung für die Rückenmilbe beträgt 7,64 ± 0,55 μ (gegenüber 7,75 ± 0,59 μ für die Tracheenmilbe). Die Halsmilbe dagegen steht mit ihren Massen völlig isoliert da, ihre Beinlänge IV beträgt 11,75 ± 0,54 μ. Die langgezogene zweigipflige Kurve für die « Aussenmilben » in Fig. 3 hat sich also unter Berücksichtigung der Brutplätze in zwei scharf getrennte Kurven geteilt. Nach unsern Messungen erreicht keine Rückenmilbe und keine Tracheenmilbe eine Beinlänge IV von 10 μ, während keine Halsmilbe eine Beinlänge unter 10 μ aufweist.

Es erhebt sich nun die Frage, ob auch die Rückenmilbe und die Tracheenmilbe morphologisch getrennt werden können. Wenn das nicht der Fall ist, so entsteht von neuem der Verdacht, dass es sich um die gleiche Art handeln könnte, die gewöhnlich äusserlich in der Rückenspalte lebt, unter bestimmten Umständen aber in die benachbarte Stigmenöffnung des ersten Tracheenpaares eindringen könnte. Oder man könnte auch umgekehrt annehmen, dass die Milbe gewöhnlich sich in der Trachee entwickelt, unter Umständen aber (etwa wenn das Stigma durch die ausgesprochene Altersimmunität der Bienen gegen die Infektion durch die Tracheen-

[1] Seither wurden noch 50 Halsmilben und 30 Rückenmilben verschiedener Provenienz untersucht. Ihre Masse von Bein IV stimmen mit den übrigen Messungen völlig überein. Auch MORISON (1932) gibt an, dass er bei 56 Milbenweibchen aus der Rückengrube keine Unterschiede in der Beinlänge gegenüber *Acarapis woodi* feststellen konnte. HOMANN (1933) fand bei der Halsmilbe für die Länge der Tarsenglieder von Bein IV 9-12 μ.

milben gesperrt ist), sich aussen in der Rückenfurche ansiedelte. Das Hauptargument für eine Trennung der beiden Arten liegt wiederum in der verschiedenen geographischen Verbreitung. Als biologischer Unterschied kann wohl auch das Ankleben der Eier und Larven bei der Aussenmilbe angesehen werden. In der Trachee wird die Brut nicht angeklebt.

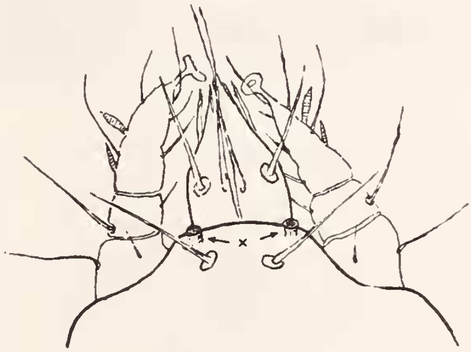


FIG. 5.
Vorderende des *Acarapis*-Weibchens.
Die Pfeile bei × weisen auf die Stigmen.

Als morphologischen Unterschied der Tracheenmilbe gegen die «Aussenmilbe» hat schon BORCHERT die Körpergrösse angegeben. Danach beträgt die Länge der Weibchen von Aussenmilben durchschnittlich 127,7 μ, diejenige von Tracheenmilben 105,4 μ. Dem Versuch, dieses Merkmal auch variationsstatistisch zu erfassen, stellte sich die ausserordentliche Dehnbarkeit der Weibchen bei der Gravidität entgegen. Ich suchte deshalb nach einem Merkmal, das von der Gravidität nicht beeinflusst ist. Nach mehreren vergeblichen Versuchen fand ich im Abstand der Stigmen ein geeignetes Merkmal (Fig. 5). Gemessen wurde von Innenrand zu Innenrand der Stigmen. Nur völlig intakte Tiere sind für diese Messungen brauchbar [1].

Das Ergebnis der Messungen wird durch Fig. 6 dargestellt. Es ergibt sich daraus, dass Halsmilbe und Rückenmilbe in Bezug auf den Stigmenabstand (und damit wohl auf die ganze Körpergrösse) ziemlich genau übereinstimmen. Die Masse betragen für die Rückenmilbe 17,16 ± 1,07 μ, für die Halsmilbe 16,99 ± 0,96 μ. Die Tracheenmilbe dagegen ist deutlich kleiner; ihr Mittelwert beträgt 13,78 ± 0,89 μ.

Auf Grund dieser Messungen, der streng getrennten Brutplätze und der geographischen Verbreitung muss man meiner Ansicht

---

[1] Der Vorderrand des Rückenschildes ist nach unten umgeschlagen. Die Stigmen münden in dieser Vorderkante in einer Ebene, die etwas tiefer liegt als der Rücken des Tieres.

nach drei *Acarapis*-Arten auf der Honigbiene unterscheiden. Der früher von mir aufgestellte Name *Acarapis externus* muss für die langbeinige Form, also für die Halsmilbe reserviert werden. Für die Rückenmilbe schlage ich den Namen *Acarapis dorsalis* vor.

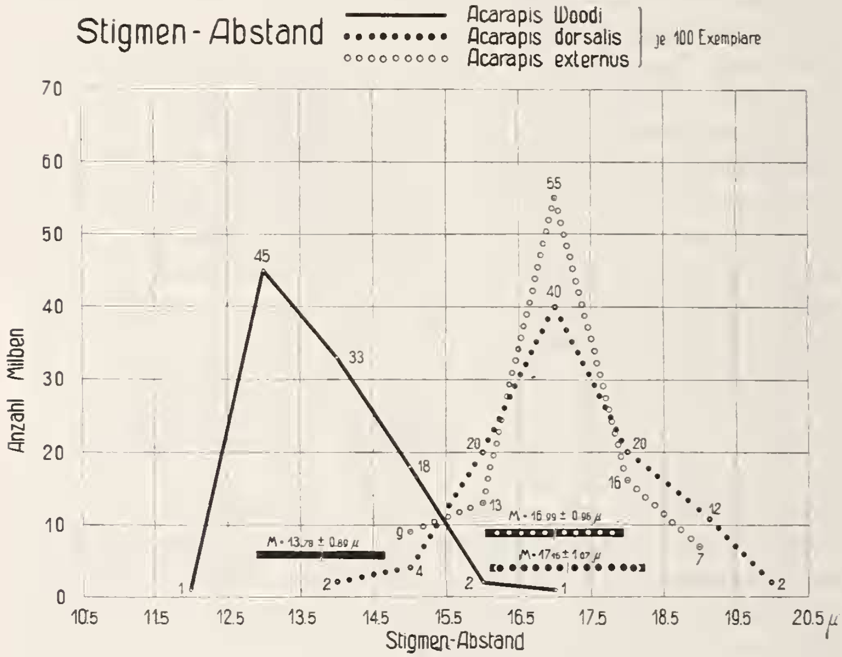


Fig. 6.
Variabilität des Stigmenabstandes bei *Acarapis woodi*, *Ac. dorsalis* und *Ac. externus*.

Die drei *Acarapis*-Arten würden sich demnach nach folgenden Merkmalen voneinander unterscheiden:

1. Die beiden letzten Tarsenglieder von Bein IV beim Weibchen länger als 10 μ. Stigmenabstand im Mittel 17 μ, Brutplatz ventral in der Halsfurche . . . . . . *Acarapis externus.*

1*a*. Die beiden letzten Tarsenglieder von Bein IV beim Weibchen kürzer als 10 μ 2

2. Stigmenabstand im Mittel 17 μ, Brutplatz in der Furche zwischen Mesoscutum und Mesoscutellum *Acarapis dorsalis.*

2*a*. Stigmenabstand im Mittel 13-14 μ, Brutplatz in den vordersten Tracheen . . . . *Acarapis woodi.*

Die beiden Aussenmilben sind in der Schweiz sehr verbreitet. Wir haben in jedem grössern Bienenstand beide Arten gefunden. Der Prozentsatz der befallenen Bienen ist sehr wechselnd. Wir fanden Völker, die bis zu 90% mit *Ac. externus* und andere, die bis zu 70% mit *Ac. dorsalis* behaftet waren. Sehr häufig finden sich beide Arten im gleichen Volk. Nach HOMANN erreicht die Halsmilbe im Spätherbst das Maximum ihrer Bruttätigkeit. Auch bei der Rückenmilbe scheinen jahreszeitliche Schwankungen in der Häufigkeit des Auftretens zu bestehen.

Dass mit vorstehender Aufstellung das Problem der *Acarapis*-milben noch nicht erschöpft ist, geht hervor aus einer neuesten Mitteilung von BORCHERT (1934), wonach ein weiterer Brutplatz von *Acarapis* zwischen den Ansatzstellen des Vorder- und Hinterflügels und an der Basis der Flügel selbst gefunden worden sei. Ob es sich dabei um eine der drei genannten Arten oder aber um eine vierte Art handelt, steht noch nicht fest.

3. DISKUSSION.

Zusammenfassend haben wir also drei nahverwandte und doch deutlich verschiedene *Acarapis*-Arten auf der Honigbiene, deren Brutplätze durch Distanzen von nur einigen Millimetern voneinander getrennt sind. Der strenge Beweis der Konstanz der drei Arten durch die künstliche Züchtung fehlt freilich noch. Jedoch wird das Experiment hier bis zu einem gewissen Grade ersetzt durch die Statistik über die geographische Verbreitung und über die morphologischen Merkmale der Milben von den einzelnen Brutplätzen. Es wird dadurch sehr wahrscheinlich gemacht, dass die drei Arten nicht ineinander übergehen.

Das gegenseitige verwandtschaftliche Verhältnis der drei Milbenarten hat man sich wohl so vorzustellen, dass der langbeinige *Ac. externus* als die primitivere Art anzusehen ist, weil bei ihm die Reduktion des vierten Beinpaares noch am wenigsten weit fortgeschritten ist. Denn bei den Tarsonemiden lässt sich eine fortschreitende Reihe von Arten mit immer mehr reduziertem Beinpaar IV konstruieren. (Bei der in den Tracheen von Heuschrecken parasitierenden Milbe *Locustacarus* ist das IV. Beinpaar vollständig rückgebildet.) Dem *Ac. externus* steht *Ac. dorsalis* am nächsten, da er sich von ihm nur durch die kürzeren Hinter-

beine unterscheidet. Von dieser Form wiederum könnte *Acarapis woodi*, abgeleitet werden, der durch etwas kleinere Körpermasse von *Ac. dorsalis* verschieden ist. Diese geringere Körpergrösse erleichtert vielleicht das Eindringen in die Trachee und könnte so als ein Anpassungsmerkmal angesehen werden. Im übrigen aber zeigt die Tracheenmilbe auffallend wenig Anpassungsmerkmale an ihre Lebensweise als Entoparasit. Das deutet wohl auf eine relativ junge Abspaltung dieser Art.

Nahe verwandte Parasitenarten findet man sonst gewöhnlich nicht auf demselben Wirtstier. Verwandte Arten haben ähnliche Bedürfnisse, würden sich also gegenseitig Konkurrenz machen. Bei Organismen mit sexueller Fortpflanzung würde sich auch eine fortwährende Vermischung ergeben, so dass es nicht zur Ausbildung konstanter Arten kommen könnte. Diese Hindernisse fallen bei den Bienenmilben weg durch die strenge Scheidung der Brutplätze. Als nächstliegendes Beispiel könnte man hier zum Vergleich die Menschenlaus heranziehen mit ihren zwei Arten, *Pediculus capitis* und *Pediculus corporis*. (Die beiden Arten sollen übrigens ineinander übergeführt werden können, THORPE, 1931.) Doch lässt sich bei den Läusen die Ausbildung verschiedener Arten noch besser verstehen als bei den Milben, weil die Umweltsbedingungen auf dem Kopf und am Körper des Menschen doch wesentlich verschiedener sind, als etwa am Hals und auf dem Rücken der Biene.

Fragen wir nach den Faktoren, die die Artbildung bei *Acarapis* verursacht haben könnten, so sind wir von vornherein gehemmt durch die Einsicht, dass wir hier erst am Anfang eines neuen Forschungsgebietes stehen und dass wahrscheinlich in kurzer Zeit eine Reihe gleicher oder verwandter Milben auf andern Insekten gefunden werden. Erst auf Grund dieser umfassenderen Kenntnis wird es möglich sein, die Frage nach der Entstehung der Arten zu diskutieren. Verläuft die Rassenbildung der Parasiten parallel zur Rassenbildung ihrer Wirte? Durch Beantwortung dieser Frage kann die Parasitologie wertvolle Beiträge zum Species-Problem liefern. Nach den vorliegenden Angaben wäre man auf den ersten Blick geneigt, diese Frage für *Acarapis* zu verneinen; denn wir haben ja hier 3 verschiedene Parasitenarten auf dem gleichen Wirt, ja unter Umständen, wie BRÜGGER nachweisen konnte, auch auf dem gleichen Individuum. Man denkt hier zunächst eher an eine

mutative Zersplitterung und nachherige Isolierung der Mutanten. Diese Isolierung käme hier zustande durch die streng getrennten Brutplätze, welche ihrerseits wohl wiederum bestimmt werden durch den Umstand, dass sie von den Putzorganen der Biene nicht erreicht werden. Bei näherer Betrachtung kann man aber auch bei *Acarapis* mit Rensch (1933) annehmen, dass Parasiten e i n e s Wirtes sehr wohl auf andern Wirtstieren, also räumlich getrennt entstanden sein und erst sekundär sich wieder auf dem gleichen Wirt vereinigt haben können. Die Aufspaltung der Milben in verschiedene Arten könnte also parallel gegangen sein der Aufspaltung der Bienen (durch geographische Variation) in verschiedene Rassen. Diese Theorie der Artbildung bei *Acarapis* fände eine Stütze in dem Umstand, dass in den letzten 80 Jahren durch den Bienenhandel fast sämtliche Bienenrassen miteinander in Berührung gebracht worden sind. Für eine gründliche Vermischung innerhalb des Flugkreises eines Bienenvolkes sorgen dann die Bienen selbst durch das Verfliegen, d.h. durch das Eindringen und Heimischwerden in andern Bienenstöcken, das nach neueren Untersuchungen viel allgemeiner vorkommt, als man früher glaubte. Es erhellt daraus, wie wichtig es wäre, *Acarapis*-Untersuchungen zu machen in Ländern, die vom Bienenhandel unberührt geblieben sind.

LITERATUR.

(Ein ausführliches Literaturverzeichnis findet sich bei Morgenthaler, 1932. Die dort zitierte Literatur wird hier nicht aufgeführt.)

1934. Borchert, A. *Ueber die Brutplätze der äusserlichen Acarapismilbe auf der Honigbiene.* Der Kurmärkische Imker, XXIV, S. 26. (Auch Bee World, XV. 43/44, 1934.)

1912. Ewing, H. E. *The Origin and Significance of Parasitism in the Acarina.* Transact. Acad. Sc. St. Louis, Vol. XXI, 1, p. 1-70.

1933. Freudenstein, K. *Zur Frage der Identität der harmlos und seuchenerregend in Bienenstöcken vorkommenden «Bienenmilben».* Bienenkundliche Forschungsergebnisse (Festschrift Zander), Leipzig, S. 34-58.

1933. HOMANN, H. *Die Milben in gesunden Bienenstöcken.* Zeitschr. f. Parasitenkunde, VI, 3, S. 350-415.

1932. MORGENTHALER, O. *Ein Jahrzehnt Milbenkrankheit der Honigbiene; Entdeckung, Erforschung und Bekämpfung eines Seuchenerregers.* Zeitschr. angew. Entom. XIX, 3, S. 449-489.

1933. — *Von der « äusserlichen » Bienenmilbe.* Schweiz. Bienenztg. N. F. LVI, S. 619-621. (Auch: Bee World, XV, p. 5/6, 1934.)

1933. RENSCH, B. *Zoologische Systematik und Artbildungsproblem.* Verhandlg. Deutsch. Zool. Ges., S. 19-83.

1931. THORPE, W. H. *Biological Races in Insects and their Significance in Evolution.* Ann. Appl. Biol. XVIII, 3, p. 406-414.